第 25 卷 第 3 期　　昆虫学报　　Vol. 25, No. 3
1982 年 8 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Aug., 1982

北京萤火虫复眼的显微结构及其光学特性

吴卫国　王谷岩　冯春华　石树真
（中国科学院生物物理研究所）

摘要　北京萤火虫（*Pyrococelia pekinensis*）是一种夜行性昆虫，具有一对半球形的复眼。本文叙述了我们研究北京萤火虫复眼的结构特点，测量了屈光器的折射率，观察了在复眼不同水平的成像特点，比较了影响屈光器成像的因素，并由此得出该复眼可能是一种具有晶丝光导的联立型复眼。

昆虫的复眼在解剖学、光学和生理学等方面，与其他无脊椎动物(节肢动物除外)、脊椎动物和人的视觉系统有很大差异。因此，对于昆虫复眼结构与功能的研究，很早就引起了人们的极大兴趣。Müller 根据昆虫行为实验，提出了复眼视觉的镶嵌理论。随后，Exner 根据离体萤火虫复眼屈光器的光学实验，提出了复眼的光学重叠理论，并认为白天活动的昆虫和某些节肢动物具有联立型复眼，夜间活动的昆虫及甲壳类动物具有重叠型复眼。几十年以后，Horridge，Kunze，Døving 和 Miller 等相继观察到 Exner 所发现的复眼屈光器的重叠像。我们通过对北京萤火虫复眼晶体柱光学特性的研究也证实了这一点。另外，Horridge 发现了有的白天活动的昆虫也具有重叠型复眼，Fischer 和 Horstmann，Land、Burton 和 Meyer-Rochow 直接观察到某些昆虫和甲壳类复眼网膜的重叠像。但是，对于萤火虫以及包含固定晶丝结构的某些节肢动物的复眼，至今还没有观察到复眼网膜水平的重叠像。Nunnemacher，Kuiper 曾提出这类复眼不一定利用重叠像。Horridge 提出晶丝的光导理论，但还没有提出网膜像如何形成。我们通过组织学、光学等方法研究北京萤火虫复眼，试图来回答这一问题。

材料和方法

夏末（8 月下旬或 9 月上旬）的晚上，在北京香山卧佛寺附近采集成熟的萤火虫，分别经暗适应和明适应之后，切下头部放入 8% 的福尔马林溶液中固定、保存。

1. 组织学方法　从固定液中取出萤火虫的头部，切下复眼，经 diaphanol 溶液软化后，制成石蜡或火棉胶切片，用苏木精-伊红染色，在光学显微镜下观察其结构。

2. 干涉显微镜方法　从固定液中取出暗适应(或明适应)萤火虫的头部，切下复眼，解剖出复眼的屈光器，用半导体冰冻切片机做 7μm、通过并平行于屈光器光轴的纵切片和垂直于屈光器光轴的横切片，分别置于载玻片上，用纯甘油封藏，在 Cook-A.E.L 干涉显微镜下观察并根据公式

本文于 1981 年 5 月收到。

$$N = \frac{\Delta}{t} + N_0$$

测量屈光器的折射率分布。N是测量屈光器某一点的折射率，Δ是光程差，t是切片的厚度，N_0是纯甘油的折射率；$\Delta = \frac{d \cdot \lambda}{D}$，$D$是等倾干涉条纹的间隔，$d$是样品中要测的某一点的位移，$\lambda$是使用的单色光的波长。

3. 实验光学方法　(1)从固定液中取出暗适应萤火虫头部，切下复眼，解剖出屈光器，放到载玻片上并置于去掉聚光镜的 Zeiss 显微镜的载物台上，聚光镜位置放上目标(字母C)。角膜表面朝向目标，通过显微镜观察屈光器不同水平上的成像特点；并比较具有不同小眼数目屈光器，一定数目小眼屈光器之后充填不同介质(水、14%、25%、50% 甘油水溶液和纯甘油)以及漂白屈光器之间的色素(或用明适应的屈光器)等对重叠成像的影响。

(2) 从固定液中取出暗适应的萤火虫头部，切下复眼，经冰冻，用半导体切片机在复眼深部(距角膜约 250—300μm) 做厚的横切片，在显微镜下观察其成像。

结　　果

1. 组织学观察　萤火虫复眼由 4,000 多个小眼组成，复眼表面为六角形阵列，整个复眼呈半球形，曲率半径 0.7mm (图版 I:1，2)。每个小眼由屈光器、感光器和色素细胞三部分组成(图版 I:3，4)。

(1) 屈光器　屈光器是由角膜晶体、晶锥两部分组成的(图版 I:3)。角膜晶体和晶锥呈固态，并紧密结合在一起形成晶体柱。角膜晶体的直径约为 25μm，厚约 22μm，晶体柱长 95—100μm (图版 I:5)。晶丝是位于晶锥之下的、由 4 个晶锥细胞一起延伸形成的一个细长的丝状结构(约 220μm 长，1—2μm 粗)，与下面的网膜细胞接触，晶丝不因明、暗适应而变化(图版 I:3)。

(2) 感光器　感光器位于屈光器之下，每一个小眼的感光部分是一组视细胞，视细胞的感杆束分成上下两部分，一部分是远端感杆束，另一部分是近端感杆束(图版 I:4)。

(3) 色素细胞　萤火虫复眼的色素细胞由主色素细胞、附色素细胞和小网膜色素细胞组成。主色素细胞包围着晶丝，而主色素细胞又被附色素细胞包围，二者不易区分。网膜细胞基部有小网膜色素细胞。当萤火虫复眼处于暗适应状态下，主、附色素细胞的颗粒从晶丝周围移到晶锥之间(图版 I:6)。这时，晶丝区域为透明带。在明适应状态下，色素颗粒又回到晶丝的周围区域。

2. 干涉显微镜观察　在干涉显微镜下，萤火虫复眼屈光器的纵切片呈现出不同折射率的套杯状层；横切片呈现出同心干涉环，屈光器轴心部位折射率高，并向外周边缘逐渐递减。根据上述公式测量萤火虫屈光器轴心折射率：$N = 1.52$，边缘 $N = 1.35$，角膜折射率是均匀的，$N = 1.52$。由于晶锥的不均匀的折射率分布，能使离轴光线弯向光轴(图版 II:7，8)。

3. 实验光学观察 (1) 当显微镜聚焦在萤火虫复眼角膜晶体的焦平面 (晶锥内) 时，视野里每个晶锥之内出现一个目标的小倒像 (字母Ɔ)，分辨率为 32′；聚焦在晶锥末端时，每个晶锥末端出现一个小正像 (字母C)；若聚焦在距角膜表面 300—350μm 时(相当

于在复眼的网膜水平)，整个视野里出现一个大的正重叠像（字母C)，测得分辨率为4°；在晶锥部位做薄切片（7μm)，薄切片中形成许多小倒像(字母Ɔ)（图版 II：9，10，11，12)。

(2) 一定数目小眼的萤火虫复眼屈光器，在介质水、14%、25%、50%甘油水溶液和纯甘油中，形成的目标重叠像像面照度不同。通过照相，显示在照相底片上的黑度不同。经测微光度计测量，黑度值大的，重叠像像面照度高；黑度值小的，重叠像像面照度则低。随着介质浓度(折射率)提高，重叠像像面照度逐渐降低，所以在水和14%甘油水溶液中形成的重叠像比较清晰(图版 III：13a，b，c，d)。

(3) 不同数目小眼屈光器在水或甘油水溶液中都能够形成重叠像，随着小眼数目的增加，重叠像的像面照度也逐渐增高。经测量，在小眼屈光器的视场范围内，当小眼数目增加到 n 倍时，重叠像像面照度则增加到 nK 倍。经测定常数 $K = 0.7$，我们称它为照度叠加率。小眼数目减少，重叠像像面照度就相应减小(图版 III：14a，b，c)。

(4) 漂白暗适应的萤火虫复眼屈光器之间的色素之后，形成的重叠像像面照度大大降低，色素被漂白的越彻底，重叠像像面照度也越低(图版 III：15a，b)。

(5) 通过显微镜观察萤火虫复眼的厚横切片成像可以看出，每个晶丝呈现一个光点，证明晶丝起光导作用(图版 III：16)。

讨 论

1. 萤火虫复眼屈光器形成的重叠像，不仅是因为角膜晶体表面和晶锥顶端是曲面，而且也由于晶锥的不均匀折射率分布，具有弯曲光线的作用，把入射光线弯曲而使其在晶锥光轴的同侧方向出射，光线入射角与出射角接近1时，也就是平行光线入射晶体柱而又以平行光线出射晶体柱，这样每个晶体柱形成的小正像可以重叠在一起(图1)。

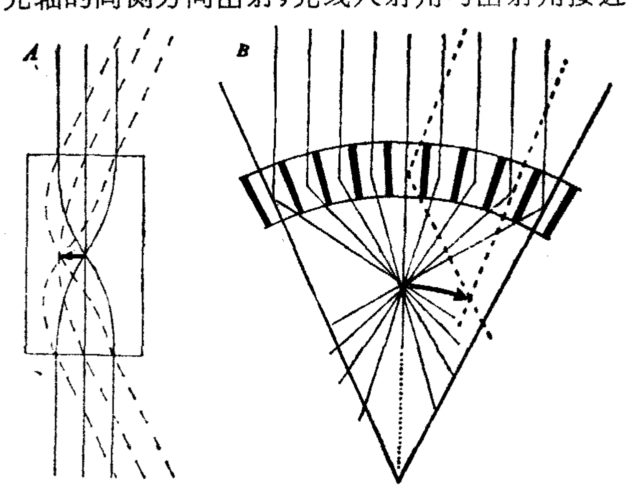


图1. 萤火虫复眼屈光器重叠成像原理
(引自 Exner, 1891)
A. 单个晶体柱的光路 B. 晶体柱阵列的光路

2. 屈光器形成的重叠像受很多因素影响。第一，附色素的位置。如果附色素位于晶锥之间，重叠像较清晰。当附色素被漂白，重叠像变得模糊。第二，屈光器后面介质的浓度。如果介质是水或14%甘油水溶液等低折射率介质，重叠像较清晰。相反，介质折射率越高，重叠像越模糊。第三，屈光器阵列的大小。若屈光器的阵列越大（这意味着包含晶体柱的数目越多），重叠像越清晰，屈光器阵列越小，重叠像越模糊。第四，影响重叠像的最主要因素是屈光器后面的晶丝。只有把晶丝清除了，重叠像才可以形成，如果屈光器后面带着晶丝，就没有重叠像。

3. 在萤火虫复眼网膜水平没有直接观察到重叠像，而是观察到许多晶丝断面的光点像。这说明屈光器的每个晶体柱末端的小正像并不能在网膜水平上叠加成重叠像，因为

屈光器和网膜细胞之间有晶丝连接，这些晶丝是固定的，不随着复眼的明暗适应而变化，而且晶丝的折射率高于周围介质的折射率。因此，晶丝具有光导作用。由于入射到每个小眼上的光线经过晶体柱在晶丝内传播到感光器上，每个感光器仅接受一个光点，所以萤火虫复眼可能利用许多光点的联合像，我们称之为具有晶丝光导的联立像。在具有透明带的复眼中，如果没有晶丝结构或具有可以随着复眼暗适应而消失的晶丝结构，这些复眼在网膜水平才具有重叠像。那么，离体的萤火虫复眼屈光器形成的重叠像究竟有没有功能意义，有待今后进一步研究。

参　考　文　献

中国科学院生物物理研究所昆虫复眼光学信息加工组　1979　北京萤火虫复眼晶体柱的光学特性。生物化学与生物物理进展 **3**: 51—4。

Carricaburu, P. 1975 Crystalline tracts. In The compound Eye and Vision of Insects (ed. G. A. Horridge). pp. 250—4. Clarendon Press. Oxford.

Døving, K. B. and W. H. Miller. 1969 Function of insect compound eyes containing crystalline tracts. *J. Gen Physiol* **54**(2): 250—67.

Fischer, A. and G. Horstmann. 1971 Der Feinbau des Auges der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera, Pyralididae). *Z. Zellforsch*, **116**: 275—304.

Horridge, G. A. 1969 The compound eye of the firefly (*Photuris*). *Proc R Soc Lond B* **171**(1025): 445—63.

Horridge, G. A. et al. 1972 The superposition eye of skipper butterflies. *Proc. R. Soc. Lond. B* **182**(1069): 457—95.

Horridge, G. A. 1971 Alternatives to superposition image in clear-zone compound eyes. *Proc. R. Soc. Lond. B* **179**(1054): 97—124.

Horridge, G. A. 1975 Optical mechanisms of clear-zone eyes. In the compound eye and vision of insect (ed. G. A. Horridge), pp. 255—98. Clarendon Press, Oxford.

Kunze, P. 1969 Eye glow in the moth and superposition theory. *Nature Lond.* **223** (5211): 1172—4.

Kuiper, J. W. 1962 The optics of the compound eye. In Biological Receptor Mechanisms (ed. J. W. L. Beament), pp. 58—71. Cambridge University Press, Lond.

Land, M. F. et al. 1979 The optical geometry of Euphausiid eyes. *J. Comp. Physiol.*, **130**(1): 49—62.

Nunnemacher, R. F. 1959 The retinal image of Arthropod eyes. *Anat. Rec.*, **134**(3): 618—9.

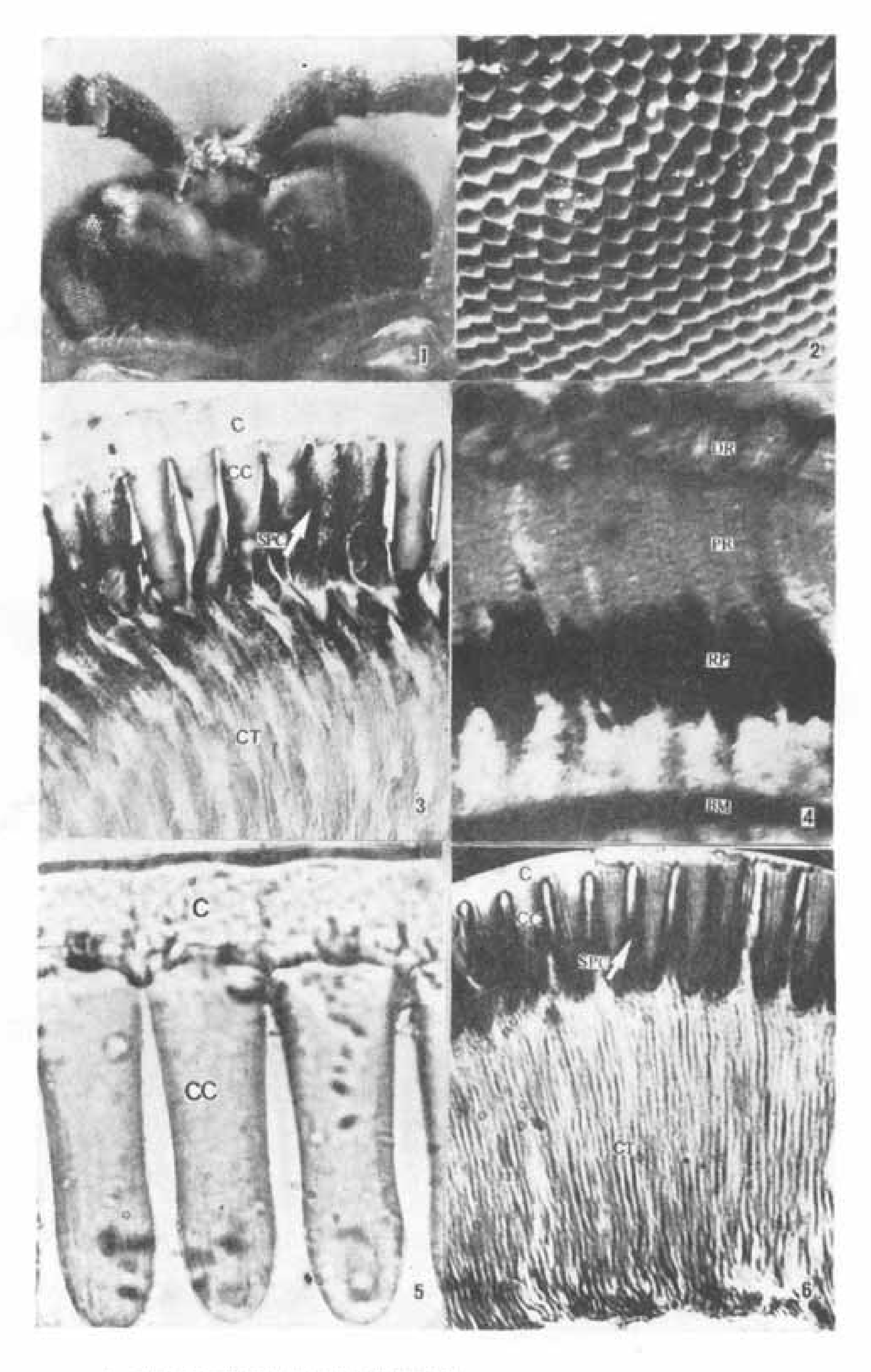
Seitz, G. 1969 Untersuchungen am dioptrischen Apparat des Leuchtkäeferauges. *Z. Vergl. Physiol.*, **62** (1): 61—74.

STRUCTURES AND OPTICAL PROPERTIES OF THE COMPOUND EYE OF BEIJING FIREFLY *PYROCOCELIA PEKINENSIS*

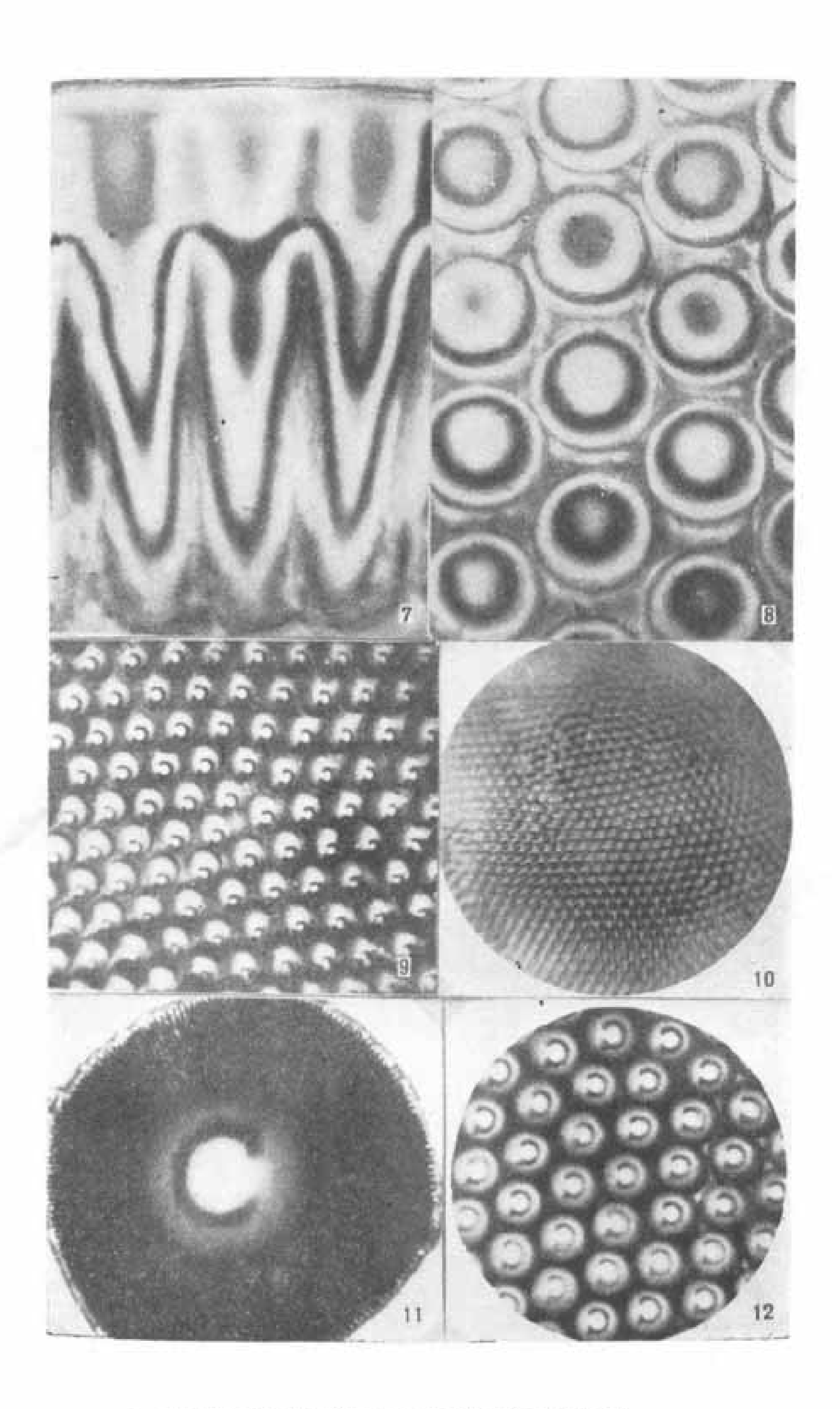
Wu Wei-guo　Wang Gu-yan　Feng Chun-hua & Shi Shu-zhen

(Institute of Biophysics, Academia Sinica)

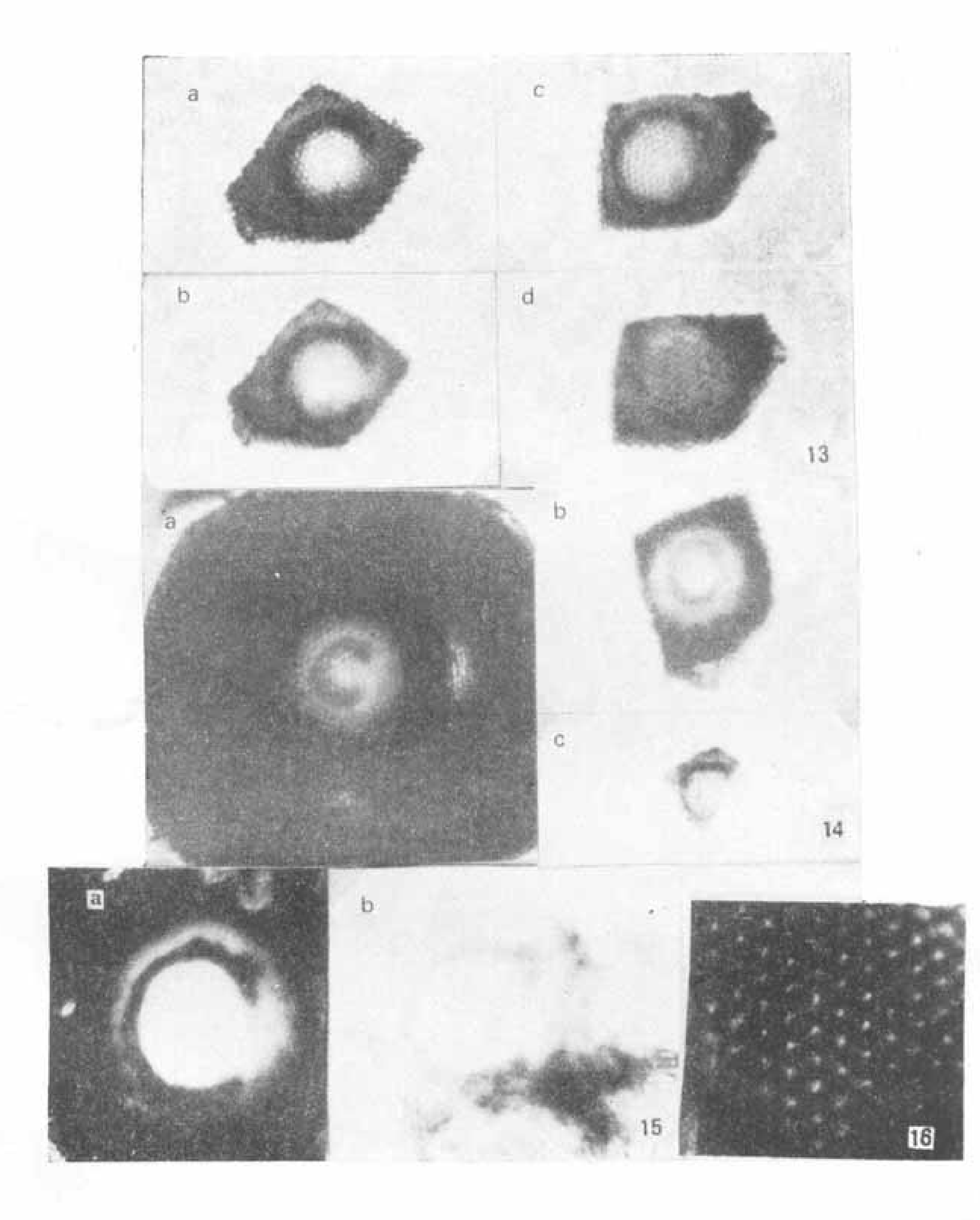
The Beijing firefly (*Pyrococelia pekinensis*) is a nocturnal insect; it has a pair of hemispherical compound eyes. We have studied the structure of the compound eye, measured refractive index distribution of the dioptric apparatus, observed the image formation feature in the different level of the compound eye and compared the factor to effect superposition image of the dioptric apparatus. We consider that the Beijing firefly compound eye can be a apposition compound eye with light guides of the crystalline tracts.



1. 萤火虫复眼的光学显微镜照片×28
2. 萤火虫复眼部分小眼面的扫描电镜照片×160
3. 萤火虫复眼屈光器的纵切面×280
   C. 角膜晶体 CC. 晶锥 CT. 晶丝 SPC. 附色素细胞
4. 萤火虫复眼感光器的纵切面，×720
   DR. 远端感杆束 PR. 近端感杆束 RP. 基网膜色素细胞 BM. 基底膜
5. 萤火虫复眼晶体柱的纵切面×680 C. 角膜晶体 CC. 晶锥
6. 萤火虫复眼暗适应时附色素的位置×240
   C. 角膜晶体 CC. 晶锥 CT. 晶丝 SPC. 附色素细胞



7. 萤火虫复眼屈光器纵切面的干涉显微镜照片×680
8. 萤火虫复眼屈光器横切面的干涉显微镜照片×680
9. 萤火虫复眼晶锥内形成的小倒像(字母 ɔ)
10. 萤火虫复眼晶锥末端形成的小正像(字母 C)
11. 萤火虫复眼屈光器形成的重叠像(字母 C)
12. 萤火虫复眼晶锥薄切片 (7μm) 形成的小倒像(字母 ɔ)



13．不同介质对萤火虫复眼屈光器重叠像的影响
　a．水 b．14%甘油水溶液 c．25%甘油水溶液 d．50% 甘油水溶液
14．小眼数目对萤火虫复眼屈光器重叠像的影响
　a．约 2500 小眼的屈光器 b．约 400 小眼的屈光器 c．约 100 小眼的屈光器
15．附色素对萤火虫复眼屈光器重叠像的影响
　a．未漂白色素的屈光器 b．漂白色素后的屈光器
16．萤火虫复眼晶丝断面呈现的光点像